BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

67

N° 490 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1977

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.
Comité directeur : Prs J. Dorst, C. Lévi et R. Laffitte.
Conseillers scientifiques : Dr M.-L. Bauchot et Dr N. Hallé.
Rédacteur : Mme P. Dupérier.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 490, septembre-octobre 1977, Sciences de la Terre 67

Le squelette axial et l'endosquelette caudal d'*Enneles audax*, poisson Amiidé du Crétacé de Ceara (Brésil)

par Sylvie Wenz *

Résumé. — La description des caractères du squelette axial et de l'endosquelette caudal d'*Enneles audax* permet de préciser les affinités de ce genre au sein de la famille des Amiidés.

Abstract. — A description of the characteristics of the axial skeleton and caudal endoskeleton. of *Enneles audax* is given : it allows to define the affinities of that genus in the Family Amiidae

---

Les nodules fossilifères de la Chapada do Araripe ont livré des poissons nombreux et variés parmi lesquels on compte le grand Amiidé qui fait l'objet de cette note. Ces poissons, dont la première mention remonte au début du XIXe siècle (Spix et Martius, 1823 ; Agassiz, 1841 ; Gardner, 1841), sont généralement connus sous le nom de poissons de Ceará, la localisation exacte des spécimens, qu'il s'agisse de récoltes anciennes ou récentes, étant la plupart du temps imprécise.

La Chapada do Araripe, plateau de 160 km de long sur 30 à 50 km de large, est située au nord-est du Brésil à la limite des états de Ceará et de Pernambuco, elle atteint à l'est l'état de Piauí. C'est une région tabulaire formée de puissantes couches sédimentaires horizontales désignées sous le nom de série Araripe. La série déborde largement la région considérée. On trouvera dans les articles de Beurlen (1962, 1963) et de Silva Santos et Gomes Valença (1968) des exposés des résultats stratigraphiques et paléontologiques obtenus jusqu'à présent.

La formation Santaná, qui fait partie de la série Araripe, a livré, en plus de nombreux poissons, quelques plantes, des Ostracodes, de rares Mollusques, des Échinides (*Faujasia araripensis*, *Pygurus tinocoi* cf. Beurlen, 1966), un reptile mésosuchien, le Notosuchidé *Araripesuchus gomesii* (Price, 1959).

L'âge exact de la formation est discuté. Les anciens auteurs l'ont attribuée au Crétacé supérieur (Cénomanien au Sénonien) en s'appuyant sur la ressemblance de la faune ichthyologique avec les formes du Crétacé supérieur européen, notamment celles du Sénonien. Une étude détaillée de la composition de cette faune et de la répartition stratigraphique des genres a conduit Silva Santos et Gomes Valença (1968) à considérer la formation comme aptienne. Pour Price (1959), la présence d'un Notosuchidé indique un âge Crétacé supérieur. Notons cependant qu'*Araripesuchus gomesii* est un genre nouveau dont on ne connait pas la longévité. Les Invertébrés n'ont pas fait l'objet de déterminations précises

* *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

mis à part les Échinides *Faujasia araripensis* et *Pygurus tinocoi*. Selon Beurlen (1966), ces derniers ont une relativement grande répartition verticale, leur présence suggérerait un niveau antérieur ou contemporain au Crétacé moyen et s'accorderait bien avec l'Aptien. Enfin, une faune de poissons comparable à celle des nodules de la formation Santana a été trouvée en Colombie en association avec des Invertébrés datés de l'Albien (Weeks, 1957). Ces quelques arguments ne sont pas décisifs mais parlent en faveur d'un rajeunissement de la formation.

ACTINOPTERYGII

Amiiformes

Amiidae

ENNELES Jordan D. S. et Branner J.-C. 1908

Enneles audax Jordan D. S. et Branner J.-C. 1908

Le genre a été créé en 1908 par Jordan et Branner et rattaché par ces auteurs aux Elopidés. La révision de têtes isolées et de deux fragments de corps identifiés à *Enneles* a conduit Silva Santos (1960) à modifier la position systématique du genre en mettant en évidence les caractères amiidés du crâne. Les caractères postcrâniens externes (corps, nageoires, écailles) ont été récemment décrits par Taverne (1974). La présente note concerne le squelette axial et l'endosquelette caudal, tous deux inconnus à ce jour.

Matériel. — Un demi-nodule faisant partie de la collection particulière de M. Couty. Des spécimens du Service géologique et minéralogique du Brésil. Rio de Janeiro.

Je suis heureuse de remercier le Dr R. da Silva Santos et M. Couty qui ont autorisé l'étude de ces exemplaires. Une révision d'ensemble du matériel rapporté au genre *Enneles*, dont les nombreux spécimens récemment mis à jour, est en cours en collaboration avec le Dr Silva Santos.

Squelette axial

Les centres vertébraux sont amphicoeles, à perforation notochordale petite. La paroi externe des vertèbres est parfaitement lisse, caractère propre au genre *Enneles*.

Le squelette axial se décompose en une région antérieure abdominale monospondyle et une région diplospondyle caudale. La monospondylie se poursuit légèrement au-delà du territoire abdominal, les cinq premières vertèbres caudales étant encore monospondyles. La diplospondylie est caractérisée par l'alternance régulière d'un demi-centre dépourvu d'arcs (précentre d'*Amia*) et d'un demi-centre sur lequel reposent arc neural et arc hémal (postcentre d'*Amia*). Cette disposition persiste au niveau des premières vertèbres de l'endosque-

lette de la nageoire caudale, elle fait place vers l'arrière à des centres vertébraux qui supportent tous des éléments hypochordaux, épines hémales ou hypuraux suivant la position plus ou moins terminale de la vertèbre considérée (monospondylie), les centres uraux terminaux sont totalement dépourvus d'arcs. L'alternance régulière des précentres et postcentres est accidentellement altérée à la limite de l'endosquelette caudal proprement dit par l'existence de deux disques vertébraux consécutifs supportant tous deux des arcs neuraux et hémaux (cf. fig. 1). Dans la mesure où le rapport de la longueur à la hauteur du premier des deux disques vertébraux est plus élevé que les mêmes rapports des disques immédiatement antérieur (dépourvu d'arcs) et postérieur (portant des arcs), il s'agit de la fusion probable d'un postcentre et d'un précentre en une vertèbre intermétamérique, vertèbre suivie d'un postcentre normal. De telles fusions sont connues occasionnellement chez *Amia*.

Endosquelette caudal

Le nombre des vertèbres participant au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale est élevé : on compte, de l'avant vers l'arrière, 4 vertèbres diplospondyles, la vertèbre urale présumée suivie de 12 centres vertébraux supportant des éléments hypochordaux (centres antérieurs) ou dépourvus d'arcs (centres terminaux).

Le nombre total des éléments hypochordaux s'élève à 14. Épines hémales et hypuraux sont peu modifiés, c'est-à-dire à peine plus robustes et dilatés que les épines hémales à extrémités distales libres. Les épines hémales participant à l'endosquelette de la nageoire caudale présentent une tête munie d'un processus spiniforme qui s'appuie sur le bord postérieur de l'arc qui le précède. Ce processus s'atténue vers l'arrière pour disparaître à partir du quatrième élément. La tête de ce dernier est élargie et s'étend sous la longueur de deux disques vertébraux. Il est difficile de préciser la limite entre épine hémale et hypural car la bifurcation de l'artère caudale ne peut être observée, la transition entre les deux catégories d'éléments se faisant de façon insensible et la disparition du canal hémal ne se traduisant pas dans la morphologie externe des éléments observés en vue latérale. Toutefois il semble que les hypuraux, au moins les hypuraux postérieurs, soient dépourvus de têtes différenciées. Dans ces conditions l'indécision porte sur un ou deux éléments au plus, les huit derniers éléments étant des hypuraux sûrs. Épines hémales et hypuraux ne sont ni soudés ni même en contiguïté avec les disques vertébraux alors que chez *Amia* les hypuraux, exception faite de l'hypural 1, sont fusionnés aux centres. Des éléments décrochés existent chez tous les Amiidés fossiles où ce caractère a pu être observé. Chaque centre ural porte en règle générale un seul hypural. Deux hypuraux individualisés depuis leurs extrémités proximales sont, chez *Enneles*, disposés sous un seul et même centre. L'absence de matériel interdit de décider s'il s'agit là d'une disposition stable ou occasionnelle. Les centres uraux d'*Amia* supportent un seul hypural (cf. Goodrich, 1958 ; Nybelin, 1963 ; *obs. pers.*). J'ai relevé la présence de deux hypuraux appendus et fusionnés à un même centre sur un spécimen d'*Amia*, il s'agit probablement là d'une variation individuelle.

Comme c'est la règle générale, les éléments épichordaux sont moins nombreux et plus régulièrement disposés que les éléments hypochordaux. Arcs neuraux et épines neurales surmontent un centre sur deux. Deux arcs neuraux, le dernier étant dépourvu d'épine neurale, persistent en arrière de la première vertèbre urale.

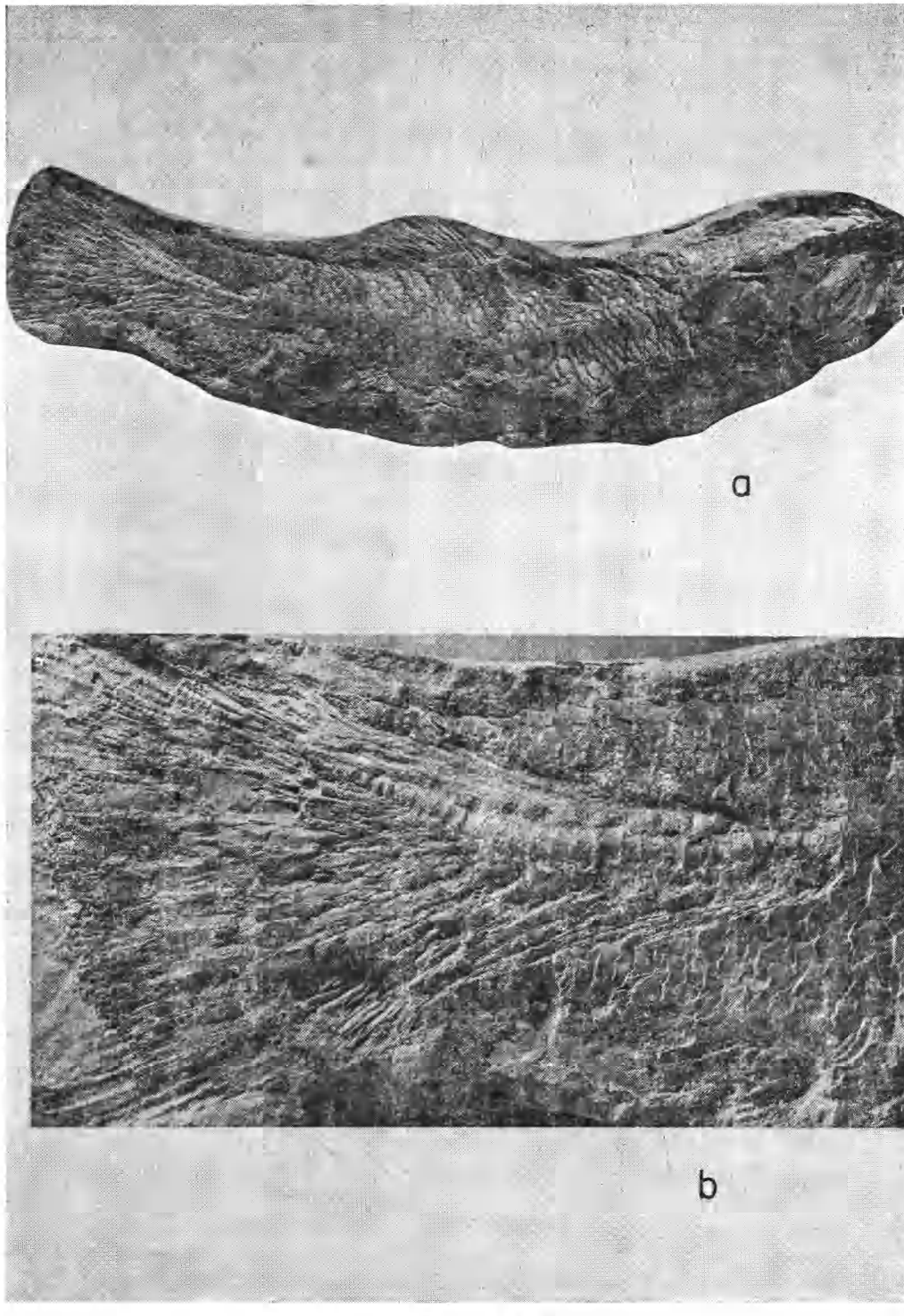

PLANCHE I

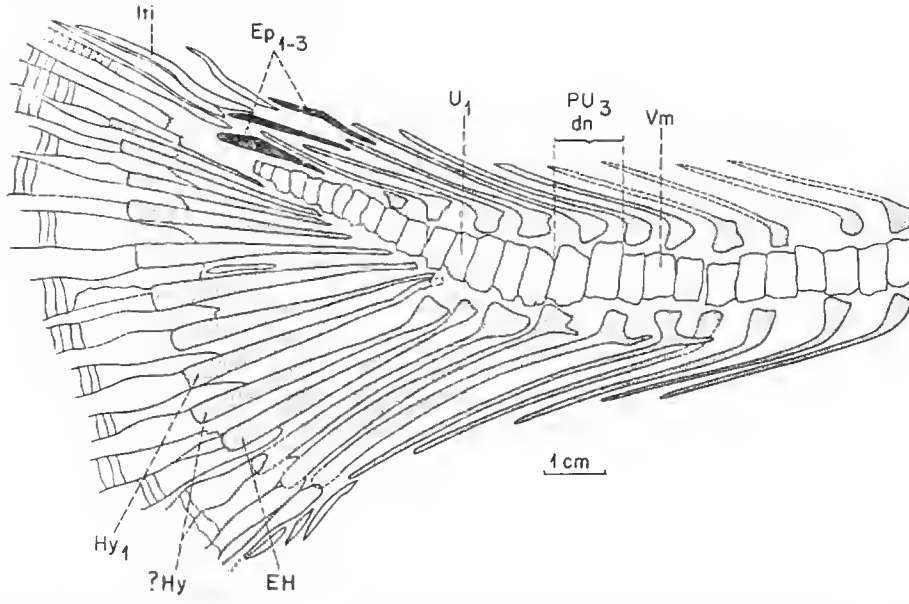

Fig. 1. — *Enneles audax*. Schéma de l'endosquelette caudal (× 0,8). Collection Couty.
dn, diplospondylie normale ; *EH*, épine hémale ; *Ep*, épural ; *Hy1*, premier hypural certain ; *Lti*, lépidotriche insegmenté ; PU_3, vertèbre préurale 3 ; U_1, centre ural I ; V^m, vertèbre monospondyle.
? *HY*, hypural probable.

Suivant les cas, on observe 3 ou 4 épuraux qui doublent les extrémités des épines neurales, l'échantillon de la collection Couty ne présente que 3 épuraux (fig. 1).

Lépidotriches

L'exosquelette de la nageoire caudale comprend 5-6 lépidotriches courts et insegmentés au lobe dorsal et un nombre plus réduit au lobe ventral (3-4). Les extrémités distales des éléments les plus postérieurs peuvent présenter des traces de segmentations transversales (comme chez *Amia*). On compte 16 lépidotriches segmentés transversalement dont 14-15 dichotomes. Le nombre de ces derniers est donc légèrement plus élevé que celui (12) avancé par Taverne. Le nombre des lépidotriches épiaxiaux est comparable à celui d'*Amia*.

PLANCHE I

Enneles audax : a, corps (× 0,2 env.) ; b, détail de l'endosquelette caudal (× 2/3).
Collection Couty.

Rapports et différences

La comparaison d'*Enneles* avec les Amiidés fossiles chez lesquels le squelette axial est connu avec suffisamment de précisions et avec les *Amia* actuels et fossiles permet de dégager les points suivants.

La présence de vertèbres à parois externes lisses est relativement exceptionnelle chez les Amiidés, on retrouve cependant ce caractère chez *Sinamia* et chez certaines espèces d'*Urocles*.

La coexistence de vertèbres monospondyles et diplospondyles est une caractéristique du squelette axial des Amiidés. Le type de diplospondylie observée chez *Enneles* est comparable à celui de l'*Amia* actuel et s'éloigne de la diplospondylie alternante (un demi-centre supportant l'arc neural, un demi-centre supportant l'arc hémal) décrite chez *Urocles* (cf. Lange, 1968) et *Vidalamia* (cf. Wenz, 1971).

Le nombre élevé de vertèbres urales (au moins 13) et la présence de centres terminaux ne supportant pas d'éléments hypochordaux sont propres à *Enneles*. Dans l'état actuel de nos connaissances, seul *Vidalamia* présente une disposition comparable, le nombre des centres uraux, bien qu'il n'ait pas pu être déterminé avec précision, étant très élevé chez ce dernier genre.

La présence, en arrière de la première vertèbre urale présumée, de 2 éléments épichordaux, le premier complet (arcs et épine neurale), le second réduit aux arcs doit être considérée comme un caractère primitif d'*Enneles*. Seul le premier de ces deux éléments est présent chez l'*Amia* actuel.

Tous les hypuraux sont décrochés chez *Enneles*, caractère qui se retrouve chez tous les Amiidés fossiles (éléments autogènes). Chez *Amia*, les hypuraux, exception faite du premier hypural, sont soudés aux centres.

Le nombre peu élevé d'éléments hypochordaux (14 au total, dont au moins 8 hypuraux) caractérise *Enneles*, qui se distingue ainsi de la plupart des Amiidés fossiles et de l'*Amia* actuel.

Le nombre des épuraux (3-4) est réduit, proche de ce que l'on observe chez *Amia*, et inférieur à celui des Amiidés jurassiques (*Urocles*, *Vidalamia*).

Le nombre peu élevé de lépidotriches insegmentés (ou segmentés transversalement à leurs extrémités distales mais non dichotomes), tant au lobe dorsal qu'au lobe ventral de la nageoire caudale, se retrouve chez *Enneles*, *Amiopsis*, *Amia*. La réduction ne semble pas fonction de l'extension postérieure de la nageoire dorsale puisque, de ces trois genres, seul *Amia* possède une dorsale allongée, elle s'observe par contre chez les formes où le nombre des épuraux est lui-même peu élevé.

Les trois derniers caractères, réduction des éléments hypochordaux, des épuraux, des lépidotriches insegmentés doivent être considérés comme des caractères évolués.

Conclusion

Il ressort de cette brève description que les caractères du squelette axial et de l'endosquelette caudal sont typiquement amiidés.

Enneles audax se caractérise par la coexistence d'une nageoire dorsale courte et avancée et d'une anale très reculée. La présence d'une nageoire dorsale courte rappelle les genres *Amiopsis* et à un moindre degré *Urocles* et sépare *Enneles* d'*Amia*. Par contre, les grandes dimensions (le plus grand spécimen observé atteint 80 cm de longueur totale) et la forme allongée du corps rapproche *Enneles* de l'*Amia* actuel.

Le squelette axial et l'endosquelette caudal d'*Enneles* présentent un certain nombre de caractères communs avec *Amia* (type de la diplospondylie, nombre réduit des hypuraux, des épuraux et des lépidotriches insegmentés), mais par certains côtés l'endosquelette caudal d'*Enneles* est plus évolué que celui d'*Amia* (nombre total des éléments hypochordaux, réduit des hypuraux).

L'évolution de l'endosquelette caudal se traduit par un raccourcissement de l'extrémité postérieure du rachis et un redressement de cette même extrémité. Chez les Amiidés ce processus s'est effectué selon deux modalités différentes, soit par disparition des éléments hypochordaux les plus postérieurs et persistance de nombreux centres uraux terminaux (*Vidalamia*, *Enneles*), soit par disparition des centres terminaux mais persistance d'éléments hypochordaux libres. Ces derniers sont nombreux chez *Urocles*, plus réduits chez *Amia*.

Enneles a donc évolué pour son propre compte à partir d'une forme primitive comme *Urocles* et ne représente pas un intermédiaire morphologique entre ce dernier et les Amiidae actuels et fossiles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Agassiz, L., 1841. — On the fossil found by Mr Gardner in the Province of Ceará, in the north of Brazil. *Edinb. N. Philos. J.*, **30** : 82-84.

Beurlen, K., 1962. — A geologia da Chapada do Araripe. *An. Acad. Brasil. Ciênc.*, Rio de Janeiro, **34** (3) : 365-370.

— 1963. — Geologia e estratifica da Chapada do Araripe. XVII Cong. Brasil. Geol., Recife, 47 p.

— 1966. — Novos Equinóides no Cretáceo do Nordeste do Brasil. *An. Acad. Brasil. Ciênc.*, Rio de Janeiro, **38** (3/4) : 455-464.

Gardner, G., 1841. — Geological notes made during a journey from the coast into the interior of the province of Ceará, in the North of Brazil, embracing an account of a deposit of fossil fishes. *Edinb. N. Philos. J.*, **30** : 75-82.

Goodrich, E. S., 1958. — Studies on the structure and development of vertebrates. New York, Dover public, 837 p.

Jordan, D. S., et Branner, I. C., 1908. — The cretaceous fishes of Ceará, Brazil. *Smithson. miscell. Collns.*, Washington, **52** : 29 p.

Jordan, D. S., 1923. — Peixes cretaceos do Ceará e Piauhy. *Serv. geol. Min. Brasil*, Rio de Janeiro, 101 p.

Lange, S., 1968. — Zur Morphologie und Taxonomie der Fischgattung *Urocles* aus Jura und Kreide Europas. *Palaeontographica*, Stuttgart, **139** (1-4) : 78 p.

Nybelin, O., 1963. — Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. *Arch. Zool.*, Uppsala, ser. 2, **15** (35) : 486-516.

Price, L. I., 1959. — Sobre um crocodilideo Notossuquio do Cretaceico Brasileiro., *Div. Geol. Min.*, *D.N.P.M.*, Rio de Janeiro, bol. **188** : 55 p.

Silva Santos, R. da, 1960. — A posiçao sistematica de *Enneles audax* Jordan et Branner da Chapada do Araripe, Brasil. *Div. Geol. Min. D.N.P.M.*, Rio de Janeiro, monogr. 17 : xi + 25 p.

Silva Santos, R. da, et Gomes Valença J., 1968. — A formação Santana e sua Paleoictiofauna. *An. Acad. Brasil. Ciênc.*, Rio de Janeiro, **40** (3) : 339-360.

Spix, J. B. von, et Martius C. F. Ph. von, 1823-1831. — Reise in Brasilien in den Jahre 1817 bis 1820, etc. Vol. 1 (1823) : 1-412 ; vol. 2 (1828) : I-LVI et 418-885 ; vol. 3 (1831) : I-VIII, 887-1388, et 1-40 ; atlas 52 pl.

Taverne, L., 1974. — Sur le premier exemplaire complet d'*Enneles audax* Jordan, D. S. et Branner, J. C., 1908 (Pisces Holostei, Amiidae) du Crétacé supérieur du Brésil. *Bull. Soc. belge Géol. Paléont. Hydrol.*, **83**, (1) : 43-62.

Weeks, L. G., 1957. — Origin of carbonate concretions in shales, Magdalena valley, Columbia. *Bull. geol. Soc. Am.*, New York, **68** : 95-102.

Wenz, S., 1971. — Anatomie et position systématique de *Vidalamia*, poisson holostéen du Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lérida, Espagne). *Annls Paléont. (Vert.)*, Paris, **58** (1) : 43-62.

Manuscrit déposé le 10 janvier 1977.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 490, sept.-oct. 1977, Sciences de la Terre 67 : 341-348.

Achevé d'imprimer le 15 décembre 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.